

УДК 576.895.597.553(470.22)

РОЛЬ АККЛИМАТИЗАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПАРАЗИТОФАУНЫ
ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* (L.)
В УСЛОВИЯХ СЯМОЗЕРА (КАРЕЛИЯ)

© Н. В. Евсеева, Е. П. Иешко, Б. С. Шульман

По результатам исследований за период с 1969 по 1996 г. проведен анализ формирования паразитофауны корюшки *Osmerus eperlanus* (L.), случайно занесенной в экосистему Сямозера (Южная Карелия). Показана динамика роста видового разнообразия паразитов: от 3—4 видов — в начальный период исследований, до 17 — в 1996 г. Становление паразитофауны корюшки шло от видов со сложным циклом развития (*Camallanus*, *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus*) к видам с прямым циклом (*Trichodina*, *Capriniana*, *Glugea*). В настоящий момент паразитофауна корюшки представлена преимущественно широкоспецифичными видами, паразитирующими у многих рыб данного водоема.

При попадании любого вида рыб в водоем с новыми экологическими условиями у них формируется паразитофауна, которая свойственна этим новым условиям. Основным результатом этого процесса является то, что местные паразиты, особенно обладающие широкой специфичностью, переходят на интродуцированные виды рыб, и наоборот. Тем не менее в каждом случае есть свои особенности в характере формирования паразитофауны. Так, паразитофауна рыб, вселенных в специально подготовленные озера-питомники, характеризуется крайней бедностью видов (Румянцев, 1975). В рыбоводных хозяйствах зачастую более высокие показатели экстенсивности инвазии наблюдаются у неспецифичных хозяев, чем у специфичных (Rojmanska, 1992). При создании водохранилищ у рыб в новых экологических условиях формирование паразитофауны идет параллельно с процессом становления всех звеньев экосистемы (Изюмова, 1977). При этом отмечается некоторое отставание от общего процесса, что обусловлено сложностью связей между паразитами, их промежуточными и окончательными хозяевами.

Нами прослежена динамика формирования паразитофауны корюшки *Osmerus eperlanus* (L.), спонтанно попавшей в экосистему Сямозера. Сямозеро — один из немногих водоемов, в котором ведутся длительные мониторинговые наблюдения за состоянием озерных экосистем. За годы исследований (с 1935 по 1996 г. с незначительными перерывами) в нем регистрируются 24 вида рыб, относящихся к 11 семействам (Титова, Стерлигова, 1977). В 1968 г. было отмечено появление нового вида — корюшки. Пути проникновения вида точно не установлены. Однако предполагается, что икра корюшки могла быть занесена либо на промысловых орудиях лова из Онежского озера, либо личинки корюшки проникли сюда при проведении рыболовных работ при использовании посадочного материала из Ладожского озера. Сравнение морфологических признаков корюшки Сямозера с корюшкой Онежского и Ладожского озер показало, что по ряду морфологических признаков, она ближе стоит к корюшке Ладожского озера (Стерлигова, 1979; Кудерский, 1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы по паразитам корюшки Сямозера представлены полевыми сборами 1996 г. Привлечены также первичные данные из архивов Лаборатории паразитологии, полученные за предшествующий период начиная с 1969 г. Сбор и обработка матери-

Таблица 1

Паразитофауна корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) Сямозера
в 1996 г.

Table 1. Parasite fauna of the european smelt *Osmerus eperlanus* (L.)
from the Sjamozero Lake in 1996

Название паразита	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия (min—max)
<i>Glugea hertwigi</i> Weissenberg, 1921	84	15.1(1—217)
<i>Tetrachimena pyriformis</i> (Ehrenberg, 1830)	2	+
<i>Trichodina nigra</i> Lom, 1960	6	+
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1959)	4	+
<i>Gyrodactylus</i> sp.	6	0.06(1)
<i>Diphyllobothrium ditremum</i> (Creplin, 1825)	34	0.8(1—7)
<i>Proteocephalus exiguum</i> La Rue, 1911	72	2.3(1—7)
<i>Diplostomum</i> sp.	96	5.2(1—14)
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)	2	0.02(1)
<i>Ichtyocotylurus erraticus</i> (Rudolphi, 1800)	70	2(1—8)
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	4	0.06(1—2)
<i>C. truncatus</i> (Rudolphi, 1814)	4	0.1(1—4)
<i>Glochidium</i>	12	0.1(1—2)
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932	2	0.02(1)
<i>E. sieboldi</i> Nordmann, 1832	2	0.02(1)
<i>Paraergasilus rylovi</i> Markewitsch, 1937	30	0.8(1—7)
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	2	0.02(1)

ала осуществлялись по общепринятой методике полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985). Всего обследовано более 300 экз. корюшки разных возрастов (преимущественно трех- и четырехлетки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При первом паразитологическом обследовании корюшки в 1969 г. было зарегистрировано всего 3 вида: *Camallanus lacustris*, *Diplostomum* sp. и *Ichthyocotylurus erraticus*. В 1973—1975 гг. к ним добавились *Diphyllobothrium ditremum* и *Camallanus truncatus*, а к началу 80-х годов паразитофауна корюшки обогатилась сразу несколькими видами: *Raphidascaris acus*, *Proteocephalus* sp., *Capriniana piscium*, *Trichodinella* sp., *Glugea hertwigi* (Иешко и др., 1983). В дальнейшем эти 10 видов составляли основу паразитофауны корюшки.

Выполненные исследования 1996 г. показали, что паразитофауна корюшки разнообразна и представлена 17 видами (табл. 1). В общем списке видов паразиты с прямым циклом развития доминируют, причем в последние годы особенно выделяются эктопаразитические ракообразные — *Ergasilus*, *Paraergasilus*, *Argulus*. Из паразитов со сложным циклом развития наиболее часто встречаются метацеркарии *Diplostomum* и *Ichthyocotylurus erraticus*, активно проникающие в хозяина на стадии церкарии, а также цестоды *Proteocephalus exiguum* и *Diphyllobothrium ditremum* (1), которыми корюшка заражается при питании зоопланктоном. На это же указывает и зараженность ее нематодами *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченные изменения в структуре рыбного сообщества Сямозера, вселение корюшки и «акклиматационный эффект», наблюдавшийся после этого, происходил на фоне изменения продукционных характеристик водоема (Решетников и др., 1982). Процесс эвтрофирования, глубоко затронувший экосистему Сямозера, предопределил пути формирования паразитофауны корюшки. Обилие биогенных элементов способствовало развитию простейших организмов, рост зоопланктона послужил решающим фактором в заражении корюшки паразитами, жизненный цикл которых протекает с участием промежуточных хозяев. Развитие литоральной малакофауны определило высокий процент заражения корюшки trematodами. Эти факторы способствовали расширению видового состава и росту показателей зараженности корюшки (табл. 2).

Таблица 2
Паразитофауна корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) из разных водоемов
Table 2. Parasite fauna of the european smelt *Osmerus eperlanus* (L.)
from different lakes

Название паразита	Ладожское озеро 1957, 1995 гг. ¹	Онежское озеро 1984 г. ²	Семяозеро 1983—1996 гг. ³
<i>Dermocystidium</i> sp.	+		
<i>Chloromyxum coregoni</i> Bauer, 1948	+		
<i>Glugea hertwigi</i> Weissenberg, 1921	+		+
<i>Tetrachimena piriformis</i> (Ehrenberg, 1830)			+
<i>Capriniana piscium</i> (Butschli, 1889)	+	+	
<i>Trichodina nigra</i> Lom, 1960		+	
<i>Tripartiella copiosa</i> (Lom, 1959)		+	
<i>Trichodinella epizootica</i> (Raabe, 1959)	+		+
<i>Gyrodactylus</i> sp.	+	+	+
<i>Diphyllobothrium latum</i> (Linnaens, 1758)	+		
<i>D. ditremum</i> (Creplin, 1825)	+	+	+
<i>Eubothrium salvelini</i> Schrank, 1790	+	+	
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	+	+	
<i>Proteocephalus longicolis</i> (Zeder, 1800)	+	+	
<i>P. exiguis</i> La Rue, 1911			+
<i>Diplostomum</i> sp.	+	+	+
<i>Tylodelphys clavata</i> (Nordmann, 1832)			+
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (Rudolphi, 1800)	+		+
<i>Capillaria salvelini</i> Pavlovski, 1952	+		
<i>Cystidicola farionis</i> Fischer, 1798	+		
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779)	+	+	+
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)			+
<i>C. truncatus</i> (Rudolphi, 1814)			+
<i>Pseudoechinorhynchus borealis</i> (Linstow, 1901)	+		
<i>Metechinorhynchus salmonis</i> Muller, 1780	+	+	
<i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802)	+		
<i>C. semerme</i> (Forssell, 1904)	+		
<i>Glochidium</i> sp.		+	+
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932			+
<i>E. sieboldi</i> Nordmann, 1832	+		+
<i>Paraergasilus rylovi</i> Markewitsch, 1937			+
<i>Argulus foliaceus</i> (Linnaeus, 1758)	+		+

Примечание. ¹ по: Барышева, Баумер, 1957; Румянцев е. а., 1995. ² по: Румянцев и др., 1984. ³ наши данные.

Таблица 3

Динамика зараженности корюшки Сямозера некоторыми видами паразитов в разные годы

Table 3. The dynamics of infection of the european smelt from the Sjamozero Lake with some parasite species

Название паразита	1969 n = 23	1973 n = 50	1981 n = 30	1982 n = 29
<i>Glugea hertwigi</i>	0	0	60	100(364.2)
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	0	38(0.72)	23.3(0.3)	—
<i>Proteocephalus exiguus</i>	0	0	6.6(0.1)	—
<i>Diplostomum</i> sp.	4.4(0.04)	24(0.74)	0	—
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	17.4(0.02)	6(0.08)	13(0.26)	—
<i>Camallanus lacustris</i>	21.7(0.57)	8(0.08)	23(0.26)	—

Таблица 3 (продолжение)

Название паразита	1985 n = 25	1987 n = 45	1991 n = 15	1996 n = 50
<i>Glugea hertwigi</i>	90	88.8(24.1)	100(29.4)	84(15.1)
<i>Diphyllobothrium ditremum</i>	44(0.68)	22.2(0.53)	60(1)	34(0.8)
<i>Proteocephalus exiguus</i>	30(0.8)	93.3(25)	60(5.9)	72(2.3)
<i>Diplostomum</i> sp.	60(1.45)	—	53.3(0.9)	96(5.2)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	68(3.5)	—	60(1.5)	70(2)
<i>Camallanus lacustris</i>	4(0.02)	—	26.6(0.07)	4(0.04)

Примечание. (—) — данные по этим видам отсутствуют.

Первыми в паразитофауне корюшки появились виды со сложным циклом развития. В начальный период расселения численность рыб была невелика, структура популяции достаточно гомогенна, определяя тем самым бедность и однообразие зараженности паразитами. По мере роста численности корюшки и разнообразия возрастной структуры популяции происходило расширение и видового состава паразитов. Активное питание бентосными организмами и планктоном создает предпосылки для успешного заражения цестодами, trematodами и нематодами. С возрастанием численности корюшки возрастает и возможность контактов между особями популяции, что способствует развитию видов с прямым циклом развития. На этом этапе в паразитофауне корюшки появляются простейшие (преимущественно инфузории) и паразитические раки.

Отсутствие лимитирующих факторов роста численности корюшки провоцирует подъем зараженности доминирующим видом *Glugea hertwigi*. Спустя более 10 лет после спонтанного вселения численность корюшки возросла настолько, что она стала преобладать в структуре рыбного населения. Новый для водоема вид стал выраженным конкурентом в питании аборигенных рыб планктоном, произошли изменения в структуре трофических связей. В сложившихся экологических условиях паразит *Glugea hertwigi* становится фактором контроля численности корюшки. В период достижения ею максимальной численности (начало 80-х годов) отмечена массовая вспышка заражения этими микроспоридиями, которая привела к резкому снижению численности вселенца.

При сравнении паразитофауны корюшки из материнского водоема — Ладожского озера (Rumyantsev e. a., 1995) с корюшкой Сямозера сразу обращает на себя внимание существенная разница в списке видов (табл. 2). Общими для обеих популяций рыб остаются 5 видов паразитов, присутствующих в течение всего периода исследований (*Diphyllobothrium ditremum*, *Diplostomum* sp., *Ichthyocotylurus erraticus*, *Camallanus*

lacustris, *Raphidascaris acus*). В Ладоге выделяется целый блок видов (нематоды и скребни), паразитирование которых связано с питанием бентосными организмами реликтового происхождения: *Cystidicola farionis*, *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Metechinorhynchus salmonis*, *Corynosoma strumosum*, *C. semerme*. Поскольку в бентофауне Сямозера соответствующие реликтовые ракообразные не обнаружены (Гордеев, 1965), понятно отсутствие вышеизложенных видов паразитов у корюшки Сямозера.

Высокие показатели биомассы зоопланктона предопределяют планктонный тип питания сямозерской корюшки. Отсутствие цестоды *Triaenophorus nodulosus* у корюшки Сямозера при значительной их встречаемости в Ладоге и Онеге свидетельствует об отсутствии тесных трофических связей со щукой (*Esox lucius* L.) — окончательным хозяином паразита. В ихтиоценозе Сямозера основным пелагическим хищником является судак, в связи с чем главное звено в трофической цепи «жертва—хищник» принадлежит системе «корюшка—судак». Кроме того, щука приурочена к обитанию в мелководных заливах, а корюшка концентрируется преимущественно в открытом озере. Вероятно, поэтому слабо заражена сямозерская корюшка и нематодой *Raphidascaris acus*. Особенно это проявляется в последние годы: начиная с 1986 г. находок этого паразита не отмечалось.

Наличие изначально в Сямозере сиговых рыб (ряпушки, сигов разных форм) способствовало обогащению паразитофауны корюшки цестодами *Diphyllobothrium ditremum* и *Proteocephalus exiguus*. Первый вид достаточно быстро стал обычным паразитом корюшки и его встречаемость не претерпевала на протяжении ряда лет значительных колебаний. Второй вид — *P. exiguus* — довольно долго осваивал корюшку, но в последние годы достиг высокой численности (табл. 3).

Анализ литературных данных и собственных исследований показал, что корюшка в каждом водоеме осваивает те виды паразитов, которые присущи этому водоему и не проявляют строгой специфичности. Чаще всего это широко распространенные паразиты или виды, характерные для лососевидных рыб. Один из немногих «корюшковых» видов цестода *P. longicolis* отмечен только в крупных олиготрофных водоемах, где корюшка является аборигеном. В экосистеме Сямозера *P. longicolis* был заменен сиговым видом *P. exiguus*, что может иметь место в северных водоемах (Аникиева, 1998). Другой специфичный вид корюшки — микроспоридия *G. hertwigi* — сыграл особую роль в структуре ихтиоценоза Сямозера. Этот паразит не только стал супердоминантным видом среди всех приобретенных корюшкой паразитов, но и явился причиной массового заболевания ее в самом начале 80-х годов. До 1988 г. наблюдалось уменьшение численности, падение уловов и изменение всех биологических показателей корюшки вследствие ее зараженности *G. hertwigi*. За последние годы заражение паразитом снизилось, численность рыб возросла и уловы стабилизировались. В настоящее время хотя паразит и встречается у 84 % обследованных рыб, но индекс обилия инвазии снизился до 15.1 цист на рыбу, т. е. в 20—25 раз по сравнению с 1982 г. — рекордным по зараженности.

Список литературы

Аникиева Л. В. Цестоды рода *Proteocephalus* из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 134—139.
Барышева А. Ф., Бауэр О. Н. Паразиты рыб Ладожского озера // Изв. ГосНИОРХ. 1957. Вып. 42. С. 175—226.
Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 124 с.
Гордеев О. Н. Высшие ракообразные озер Карелии // Фауна озер Карелии. М.; Л.: Наука, 1965. С. 153—171.
Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицына Н. Б. Паразитофауна корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в эвтрофном озере (Сямозеро) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Тез. координац. совещ. по лососевидным рыбам. Л.: Наука, 1983. С. 82—83.

Изюмова Н. А. Паразитофауны рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.

Кудерский Л. А. О появлении корюшки в Сямозере (Южная Карелия) // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. № 17. Л.: Пищ. промышл., 1976. С. 18—29.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Румянцев Е. А. Влияние некоторых факторов на паразитофауну рыб при интродукции в озера Карелии // Паразитология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 305—311.

Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1984. Вып. 216. С. 117—133.

Стерлигова О. П. Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и ее роль в ихтиофауне озера Сямозера // Вопр. ихтиол. 1979. Т. 19, вып. 5. С. 793—800.

Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1977. С. 125—185.

Pojmanska T. The exchange of parasites between native and introduced cyprinid fishes in fish farming in Poland // 6th Eur. Multicolloq. Parasitol. The Hague, 1992. P. 195.

Rumyantsev E. A., Ieshko E. P., Shulman B. S. Fish parasite fauna of Lake Ladoga // Abstracts of the first international Lake Ladoga symposium. Joensuu, 1995. P. 193—201.

Институт биологии КФ РАН,
Петрозаводск, 185610

Поступила 6.06.1998

THE ROLE OF ACCLIMATISATION IN THE FORMATION
OF PARASITE FAUNA IN THE EUROPEAN SMELT OSMERUS EPERLANUS
IN THE SJAMOZERO LAKE (KARELIA)

N. V. Evseeva, E. P. Ieshko, B. S. Shulman

Key words: parasite fauna, *Osmerus eperlanus*, acclimatisation, Sjamozero Lake.

SUMMARY

The formation of parasite fauna in the european smelt *Osmerus eperlanus* (L.) accidentally introduced into the Sjamozero Lake ecosystem (South Karelia) have been analysed. The data for the study was obtained during the period of 1969—1996. It is found out, that the parasite species diversity developed from 3—4 species in the beginning of the study up to 17 species in 1996. The parasite fauna of the european smelt evolved from the species with a compound development cycle (*Camallanus*, *Diplostomum*, *Ichthyocotylurus*) to the species with a direct (*Trichodina*, *Capriniana*, *Glugea*). At present the smelt parasite fauna is mainly represented by species having a wide range of hosts and parasitizing on many fish species inhabiting this water ecosystem.